第 38 卷第 2 期 生 态 学 报 Vol.38,No.2
2018 年 1 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Jan.,2018

DOI:10.5846/stxb201609301977
吴初平,袁位高,盛卫星,黄玉洁,陈庆标,沈爱华,朱锦茹,江波.浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性.生态学报,2018,38(2):537-549.
Wu C P, Yuan W G, Sheng W X, Huan Y J, Chen Q B, Shen A H, Zhu J R, Jiang B.Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary forest communities in Zhejiang Province.Acta Ecologica Sinica,2018,38(2):537-549.

浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性

吴初平[1],袁位高[1],盛卫星[2],黄玉洁[1],陈庆标[3],沈爱华[1],朱锦茹[1],江 波[1,*]
1 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023
2 建德市林业局, 建德 311600
3 建德市新安江林场, 建德 311600

摘要:松阔混交林和常绿阔叶林是亚热带地区天然次生林代表性的森林类型,通过研究主要树种分布变动趋势,可以有效地指导森林经营措施。在该地区 4 个 $1hm^2$ 典型样地,在 0—30m 尺度范围内综合分析了主要树种的空间分布格局及种间关联性,并对同一树种分发育阶段在不同森林群落中的种群空间分布格局进行了比较,以探讨亚热带地区天然次生林群落空间格局形成和种群维持机制。样地 1 和 2 为松阔混交林,其中样地 1 的马尾松密度较低,样地 3 和 4 为常绿阔叶林。研究结果表明:(1)以完全随机模型为零假设时,样地 1 的主要种群在小尺度(< 10 m)呈聚集分布,随尺度增加呈随机分布;样地 2—4 的主要种群在所有尺度呈聚集分布,随尺度增加聚集强度逐渐减弱;以异质泊松模型为零假设时,4 个样地的主要种群在大部分尺度呈随机分布;(2)青冈和苦槠的小树(5.0 cm≤DBH<10.0 cm)在 4 样地的所有尺度以聚集分布为主,大树(DBH≥10.0 cm)在松阔混交林样地呈随机分布趋势,但在常绿阔叶林样地青冈在 0—20 m 尺度、苦槠在所有尺度呈聚集分布;(3)松阔混交林中建群种马尾松和其他树种的种间关联性,在样地 1 的小尺度为负相关,随尺度增加为不相关,在样地 2 的所有尺度为负相关;常绿阔叶林中建群种青冈和其他树种的种间关联性在在样地 3 的小尺度为负相关,随尺度增加为不相关,在样地 4 的所有尺度为负相关;所有伴生树种的种间关联性以负相关为主。结果说明,种群空间分布格局及其关联性随群落结构和空间尺度的不同而出现变化,在松阔混交林和常绿阔叶林群落格局形成中除了扩散限制和生境异质性以外,密度制约机制在松阔混交林中发挥了重要作用,而在常绿阔叶林中其作用随着树木生活史阶段的提高而减弱。

关键词:次生林;空间格局;空间关联性;扩散限制;生境异质性;密度制约

Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary forest communities in Zhejiang Province

WU Chuping[1], YUAN Weigao[1], SHENG Weixing[2], HUAN Yujie[1], CHEN Qingbiao[3], SHEN Aihua[1], ZHU Jinru[1], JIANG Bo[1,*]
1 *Zhejiang Forestry Academy*, *Hangzhou*, *Zhejiang* 310023, *China*
2 *Jiande Forestry Bureau*, *Jiande*, *Zhejiang* 311600, *China*
3 *Jiande Xin'anjiang Forest Farm*, *Jiande*, *Zhejiang* 311600, *China*

Abstract: Mixed broadleaf-conifer forests and broadleaf forests are the main forest type in subtropical region. Understanding the spatial distribution of dominant tree species among these forest types can provide insights for effective forest management measures and the mechanisms of community assembly in subtropical forests. In this study, we examined the distributions and

基金项目:浙江省自然基金项目(LY16C16003);浙江省省院合作重大项目(2014SY01);浙江省重大科技专项重点农业项目(2015C02016)
收稿日期:2016-09-30; **网络出版日期**:2017-09-14
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: 1824535400@ qq.com

associations of dominant species with different life stages in mixed broadleaf-conifer forests and broadleaf forests separately. We established four 1 hm^2 forest plots, including two in mixed forest (plots 1 and 2) and two in broadleaf forests (plot 3 and 4), to detect species associations and distributions. All trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 5 cm were mapped and identified. For mixed-forest plots, the density of *Pinus massoniana* was lower in plot 1 than in plot 2. We applied spatial point pattern analysis in this study, and the spatial distribution of dominant tree species and associations of different species were analyzed. The results showed that (Ⅰ) When using a complete spatial randomness null model, most populations in plot 1 showed aggregated distribution at smaller scales (<10 m) and random distributions at larger scales. However, in plots 2—4, most populations showed an aggregated distribution at all scales. In addition, when using a heterogeneous poisson null model, most populations in all plots showed random distributions at all scales; (Ⅱ) Small trees (5.0 cm < DBH < 10.0 cm) of *Cyclobalanopsis glauca* and *Castanopsis sclerophylla* showed aggregated distribution in all plots, whereas large trees (DBH > 10.0 cm) showed random distribution in plot 1 and 2 and aggregated distribution in plot 3 and 4; (Ⅲ) *P. massoniana* was negatively associated with other species at smaller scales in plot 1, and at all scales in plot 2. *C. glauca* was negatively associated with other species at smaller scales in plot 3, and at all scales in plot 4. All species showed negative associations at all scales. In conclusion, the spatial distribution and associations of tree species showed different patterns in the two forest types. These results indicated that the spatial distributions and associations of trees were regulated by dispersal limitation and environmental heterogeneity in mixed forest and evergreen broadleaf forest. Moreover, density dependence played an important role in mixed forests and the effects of density dependence tended to decrease along the life stages of trees.

Key Words: secondary; spatial pattern; spatial association; seed dispersal limitation; environment heterogeneity; density dependence

森林空间结构是指种群在森林群落内的分布格局及其属性在空间上的排列方式[1],其中种群的空间分布格局和种间的空间关联是研究空间格局的两个主要内容[2]。植物种群的分布格局是指种群个体在植物群落中的空间分布,往往是种群自身特性、种间关系以及环境条件综合作用的结果[3],而种间关联性是指不同种群在空间上的相互关系,通常是由生境差异影响物种分布引起的[4]。研究种群的空间格局及其关联性可以了解植物种群特征、种群间相互作用及种群与环境关系,是揭示群落演替的内在过程和机制的重要手段[5,6],比较同一物种在不同群落的分布格局,可以更深刻地认识群落演替的过程和机制。

生态学家用不少方法测定不同植物种群的格局,在进行固定样地的调查时,点格局分析方法较好地描述了不同尺度下的种群分布特点[7],能够全面有效、多尺度地反映种群的分布类型与空间尺度的关系[2,8]。利用点格局分析法,张俊艳等[9]对海南到热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性进行了研究,杨华等[10]对长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性进行了研究,沈志强等[11]则分析了藏东南川滇高山栎种群不同生长阶段的空间格局与关联性。但是这些研究主要是针对单一群落分析物种的空间格局,对物种在不同群落类型间空间格局特征的研究相对较少[4,12]。

我国亚热带地区分布着大量的天然次生林,其中松阔混交林和 50 年以下的常绿阔叶中幼龄林是非常具有代表性的 2 种林分[13,14]。关于该地区森林群落中种群的空间分布格局及其关联性的研究,主要集中在天然常绿阔叶成熟林[15-18],对常绿阔叶次生林[19]以及多类型的天然次生林[20,21]的研究相对较少。因此,本研究以浙江省典型的天然次生林群落为例,运用空间点格局 O-ring 统计分析这 2 种次生林群落的树种空间分布格局及其关联性,并比较同一物种在不同群落内的分布格局变化及种间关联性,为进一步科学管理不同恢复阶段的次生林,并将之改造恢复为稳定的森林群落提供科学依据。

1 研究地概况

研究所在地建德市位于浙江西部,属中亚热带海洋型季风气候区,气候温和,四季分明,雨量充沛,年平均

气温 17.4 ℃,年均总降水量 1600 mm。据《中国植被》区划,该地区森林植被属亚热带常绿阔叶林区域,地带性植被为常绿阔叶林。长期以来,由于人为的严重破坏,致使原生森林植被几乎被破坏殆尽。近年来随着对自然资源保护意识的增强和经济的发展,加强了对天然林的保护力度,通过封山育林,这些被破坏的天然林因为立地条件、干扰历史以及原有林分类型的不同,逐渐恢复为马尾松林、松阔混交林和常绿阔叶中幼龄林为代表的天然次生林。其中,常绿阔叶中幼龄林多数为 20 世纪 50—80 年代砍伐形成的灌丛直接演替而来。

2　研究方法

2.1　样地设置与样地调查

在建德市新安江林场和杨村桥镇分别选择天然次生的松阔混交林和常绿阔叶林,建立 4 个固定监测样地,样地 2 因为地理限制样地大小为 80 m × 120 m,其余均为 100 m × 100 m(表 1)。将每个样地内划分为 5 m × 5 m 的小样方进行每木检尺,对胸径≥5cm 的乔木记录树种名称、胸径、树高、冠幅、枝下高等测树因子,并记录每棵树的位置坐标(x,y)。

表 1　各样地概况

Table 1　General character of sample-plots

样地 Plot	地点 Location	大小 Size	海拔 Altitude/m	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect
Plot1	新安江林场朱家埠林区	100 m×100 m	165	38	东
Plot2	新安江林场朱家埠林区	80 m×120 m	177	39	南
Plot3	杨家桥镇徐坑村	100 m×100 m	183	40	西
Plot4	杨家桥镇徐坑村	100 m×100 m	180	39	西

2.2　统计分析方法

利用以下公式计算各样地乔木层的重要值。乔木层的重要值=(相对密度+相对胸高断面积之和+相对频度)/3。利用样地调查的胸径数据,在 Excel 中对样地林分进行径级结构分析。对各样地林分整体以及重要值前 5 位的主要树种分别进行空间分布格局分析,并分析主要树种两两间的种间关联性。同时,选择 4 个样地中均出现的青冈和苦槠分发育阶段分布进行空间分布格局分析。鉴于该研究只调查了胸径 5cm 以上的个体,将青冈和苦槠分为小树(5.0cm≤DBH<10.0 cm)和大树(DBH≥10.0cm)2 个发育阶段。

空间格局分析使用 2014 版的 Programita 软件完成,设定 1 m × 1 m 的栅格来划分整个样地,用以取样的圆环宽度设为 3 m,检验的尺度设为 0—30 m。以个体在空间的坐标为基本数据,每个个体都可以视为二维空间的一个点,这样所有个体就组成空间分布的点图(point map),以点图为基础进行格局分析,采用基于圆环的 O-ring O(r)函数[22]并以完全空间随机(complete spatial randomness, CSR)模型和异质泊松模型(Heterogeneous Poissonprocess, HP)为零模型来研究样地内优势种群的分布格局及种内种间关系。完全随机模型实质上是一种均质泊松过程,而异质泊松模型是一种排除了生境异质性的零模型。

通过使用 99 次 Monte Carlo 模拟得到由两条包迹线围成的 99%的置信区间,对于种内关系,如果实际格局的 O(r)大于模型条件下 99%的置信区间,则判定该种群为聚集分布,如果实际格局的 O(r)小于模型条件下的置信区间,则判定该种群为均匀分布,如果实际格局的 O(r)在模型条件下的置信区间内,则判定该种群为随机分布。对于种间关系,如果实际格局的 O(r)大于模型条件下 99%的置信区间,则判定两个种为显著正相关,如果实际格局的 O(r)小于模型条件下的置信区间,则判定两者为显著负相关,如果实际格局的 O(r)在模型条件下的置信区间内,则判定两者关联性不大。

3　结果与分析

3.1　树种组成和结构特征

表 2 显示 4 个样地乔木层重要值 1%以上的树种,结果显示样地间的树种组成与结构特征有较大的差异。

样地 1 共有 40 种树种，林分密度为 1826 株/hm^2，其中马尾松(*Pinus massoniana*)的平均胸径为 26.5cm，密度为 195 株/hm^2，重要值为 20.19%，其余如苦槠(*Melia azedarach*)、檵木(*Loropetalum chinense*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)和石栎(*Lithocarpus glaber*)的重要值分别为 18.14%、10.29%、9.46%和 5.55%。样地 2 共有 40 种树种，林分密度为 2251 株/hm^2，马尾松的平均胸径为 20.3cm，密度为 446 株/hm^2，重要值为 33.44%，青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)(14.92%)、石栎(11.91)、苦槠(10.34%)等常绿阔叶树种的重要值达到 37%以上，重要值第五的檵木仅 4.72%。样地 3 共有 31 种树种，林分密度为 4360 株/hm^2，青冈(41.910%)、苦槠(16.399%)、石栎(9.733%)、木荷(*Schima superba*)(6.873%)等常绿阔叶树种的重要值和达到 74%以上，其中青冈的优势较明显，重要值第五的枫香(*Liquidambar formosana*)为 6.349%。样地 4 中共有 29 种树种，林分密度为 4406 株/hm^2，重要值前五的树种分别为青冈(44.60%)、石栎(15.32%)、苦槠(13.09%)、木荷(12.05%)和枫香(3.52%)，常绿阔叶树种的重要值和达到 85%以上，其中青冈的优势较明显。

表 2 各样地乔木层的物种组成

Table 2 Sepecies composition of tree layer in different communities

树种 Specie	样地 1 Plot1		样地 2 Plot2		样地 3 Plot3		样地 4 Plot4	
	密度 Density/(株/hm^2)	重要值 IV/%	密度 Density/(株/hm^2)	重要值 IV/%	密度 Density/(株/hm^2)	重要值 IV/%	密度 Density/(株/hm^2)	重要值 IV/%
马尾松 *Pinus massoniana*	195	20.19	446	33.44			8	1.11
苦槠 *Melia azedarach*	387	18.14	271	10.34	668	16.40	488	13.09
檵木 *Loropetalum chinense*	234	10.29	118	4.72				
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	212	9.46	45	3.34				
石栎 *Lithocarpus glaber*	169	5.56	343	11.91	399	9.73	647	15.32
山胡椒 *Lindera glauca*	87	4.60						
青冈 *Cyclobalanopsis glauca*	120	3.94	623	14.92	2572	43.17	2551	44.60
白栎 *Quercus fabri*	38	3.43	51	3.85	123	5.85		
山矾 *Symplocos sumuntia*	42	2.83						
黄檀 *Dalbergia hupeana*	37	2.72	50	2.89	21	1.55		
矩形叶鼠刺 *Itea chinensis*	37	2.41						
拟赤杨 *Alniphyllum fortunei*	29	2.26						
檫树 *Sassafras tzumu*	20	1.85	13	1.07				
漆树 *Toxicodendron vernicifluum*	22	1.57			58	2.26	60	2.75
油茶 *Camellia oleifera*	25	1.29						
柿树 *Diospyros kaki*	17	1.26			24	2.01	42	2.1
白背叶 *Mallotus apelta*	22	1.25	41	1.86				
香樟 *Cinnamomum platyphyllum*	15	1.16	16	1.09	26	1.35	19	1.13
格药柃 *Eurya muricata*	14	1.07						
枫香 *Liquidambar formosana*					128	6.35	72	3.52
栲树 *Castanopsis fargesii*			71	3.47				
木荷 *Schima superba*					209	6.84	380	12.05
甜槠 *Castanopsis eyrei*			41	1.53			62	1.48
其他	104	4.75	122	5.59	132	4.50	78	2.85
合计	1826	100	2251	100	4360	100	4406	100

3.2 径级结构

如图 1 所示，样地 1 中马尾松主要分布在 DBH15cm 以上的径级，且各径级分布比较平均，5≤DBH≤15cm 的个体数较少，苦槠等其他树种的径级分布均为倒“J”型。样地 2 中马尾松各径级的数量较为平均，青冈等其他树种的径级分布为倒“J”型。样地 3 和样地 4 中的树种的径级分布为倒“J”型，5≤DBH≤10cm 的个体数最多，其中青冈均在 2500 株以上。

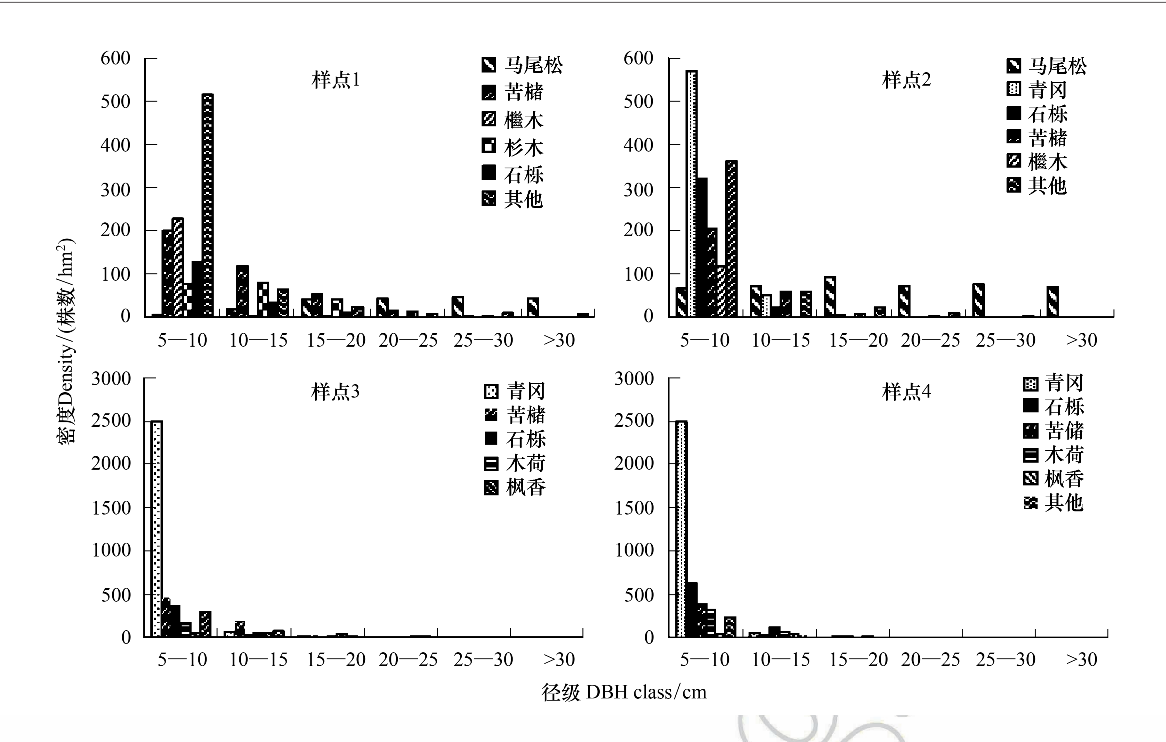


图 1　各样地种群径级分布图

Fig.1　DBH class distribution of species of different communities

3.3　树种的空间分布格局

3.3.1　林分整体的空间分布格局

O 函数的分析结果表明,以完全随机模型为零假设时(见图 2),样地 1 林分整体的空间分布格局在小尺度(0—10 m)呈聚集分布,在稍大尺度(10 m 以上)为随机分布乃至均匀分布。样地 2,3,4 中林分空间分布格局在所有尺度均为聚集分布,随着尺度的增加聚集强度逐渐减弱。以异质泊松模型为零假设时(见图 3),4 个样地林分整体的空间分布格局在大部分尺度范围内为随机分布或均匀分布。

3.3.2　主要树种的空间分布格局

对所有样地主要树种的空间分布格局分析结果表明,以完全随机模型为零假设时(见图 4),样地 1 中马尾松在 0—17 m 尺度呈聚集分布,更大尺度为随机分布。苦槠和檵木在 0—10 m 尺度呈聚集分布,在 10 m 以上尺度为随机分布。杉木在 0—22 m 尺度、石栎在 0—24 m 尺度呈聚集分布,更大尺度为随机分布。样地 2 中马尾松、青冈、石栎、苦槠和檵木在所有尺度均呈聚集分布。样地 3 中,青冈、苦槠、石栎和枫香在所有尺度均呈聚集分布,木荷在 0—24 m 尺度呈聚集分布,更大尺度为随机分布。样地 4 中,青冈、苦槠、石栎和木荷在所有尺度均呈聚集分布,枫香在 0—24 m 尺度基本呈聚集分布,24 m 以上尺度呈随机分布。以异质泊松模型为零假设时(见图 5),所有样地主要树种的空间分布格局在大部分尺度范围内为随机分布或均匀分布。

图 6 显示了青冈和苦槠大小树在各样地内的空间分布图。结果显示,青冈的小树样地 1 中在 18 m 内呈聚集分布,随后为随机分布;在样地 2,3,4 的所有尺度为聚集分布。青冈的大树在样地 1 的所有尺度为随机分布;在样地 2 的 0—10 m 尺度以聚集分布为主,随后为随机分布;在样地 3 和样地 4 的 0—20 m 尺度以聚集分布为主,随后为随机分布。苦槠的小树在样地 1 的 0—2 m 尺度,在样地 2 在 0—22 m 尺度呈聚集分布,随后为随机分布,在样地 3,4 的所有尺度为聚集分布。苦槠的大树在样地 1 的 0—10 m 尺度呈聚集分布,随后为随机分布,而在样地 2 的所有尺度为随机分布,在样地 3,4 的所有尺度以聚集分布为主。

3.4　树种的空间关联性

对各样地主要树种间的关联性进行分析结果表明(表 3),样地 1 中马尾松和苦槠、石栎等常绿阔叶树在 0 m 或 4 m 为负相关,2 m 或 6 m 以上为不相关;和檵木在 10 m 内明显负相关,22 m 以上为正相关,其余为不相

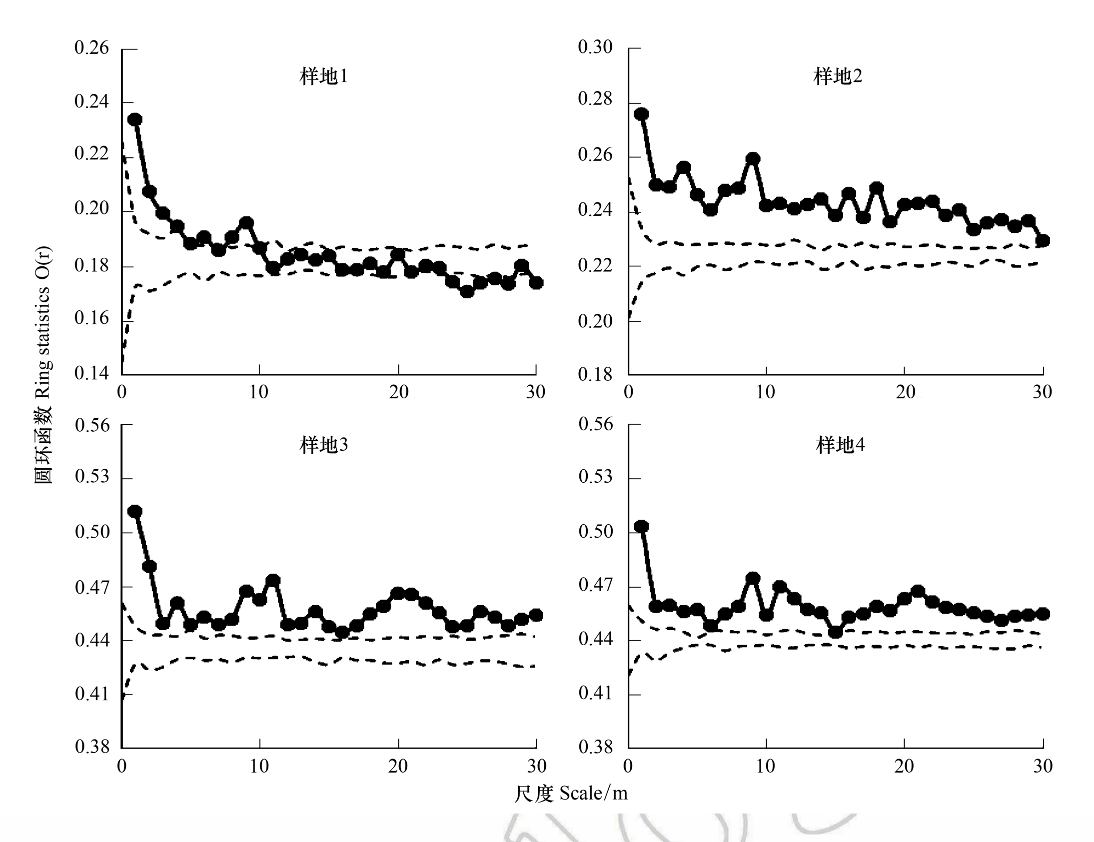


图 2 各样地所有树种完全随机模型下的空间分布图

Fig.2 Spatial distribution pattern of all tree species in different forest communities under complete spatial randomness null model

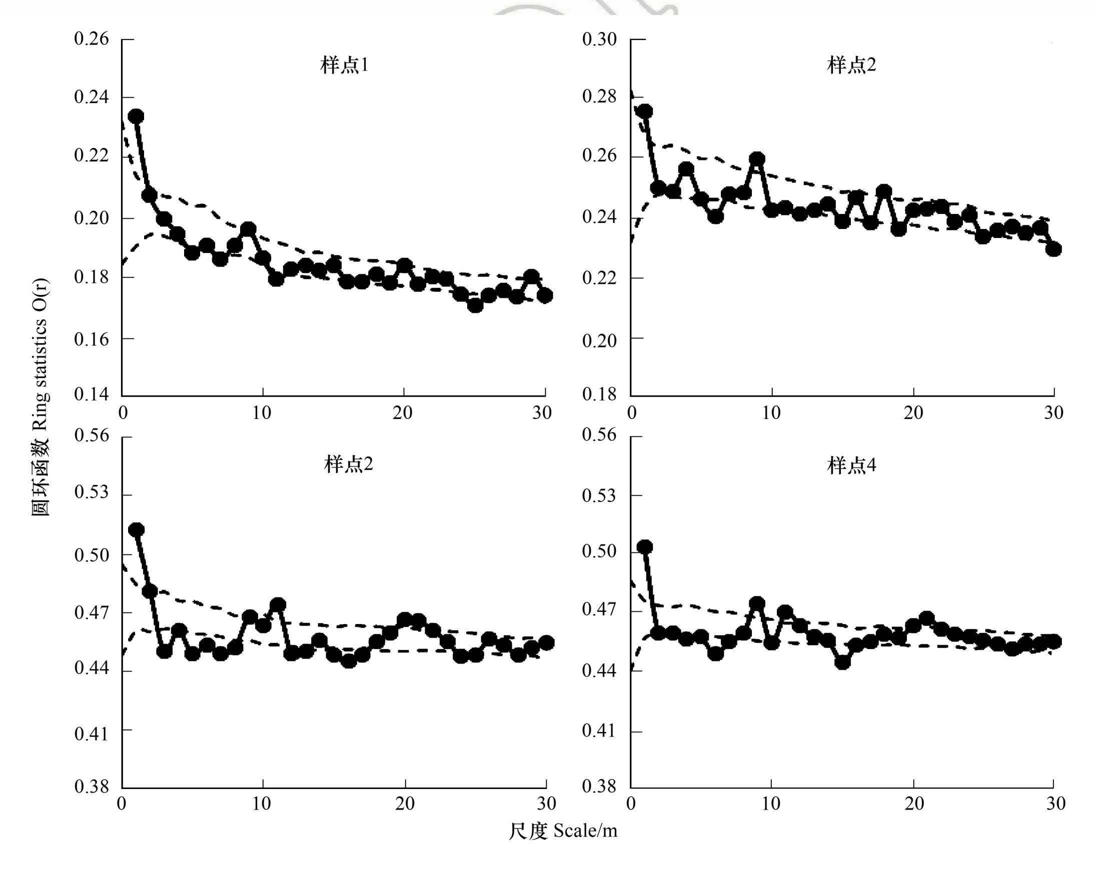


图 3 各样地所有树种异质泊松模型下的空间分布图

Fig.3 Spatial distribution pattern of all tree species in different forest communities under Heterogeneous Poisson null model

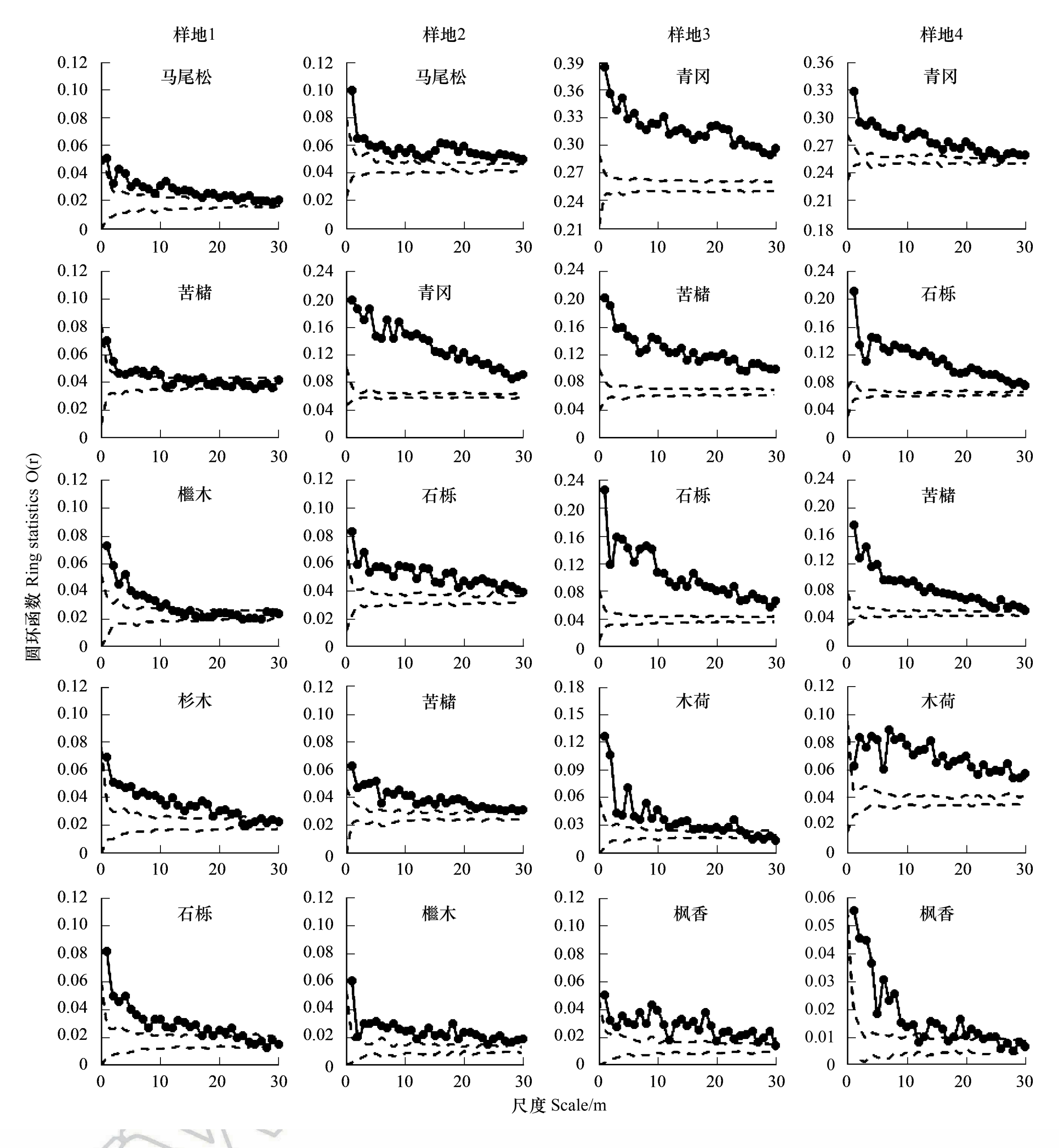


图 4　各样地主要树种完全随机模型下的空间分布图

Fig.4　Spatial distribution pattern of the main tree species in different forest communities under complete spatial randomness null model

关;和杉木在所有尺度为负相关。苦槠和檵木在 10 m 内为负相关,以上尺度为不相关;和石栎在 4 m 内为不相关,其余尺度为负相关。杉木和苦槠、檵木、石栎在 18 m、24 m、30 m 内为负相关,其余为不相关。檵木和石栎在 18 m 内为负相关,其余为不相关。

样地 2 中马尾松和青冈、檵木在所有尺度,和苦槠在 20 m 内为负相关;和石栎在 20 m 以上尺度明显正相关。青冈和石栎、苦槠、檵木在所有尺度均呈明显负相关。檵木和石栎在所有尺度,和苦槠在 20m 内明显负相关。苦槠和石栎在 2 m、10 m、14 m、18 m、24 m 及 28 m 以上呈负相关。

样地 3 中青冈和苦槠、石栎、木荷、枫香,苦槠和石栎,石栎和木荷、枫香在所有尺度为负相关。苦槠和木荷、枫香在 18 m、4 m 内负相关,木荷和枫香在 10 m 内负相关,其余为不相关。

样地 4 中,青冈和木荷在所有尺度,和石栎、枫香分别在 8 m、10 m 内呈负相关。青冈和苦槠在 6 m 内呈

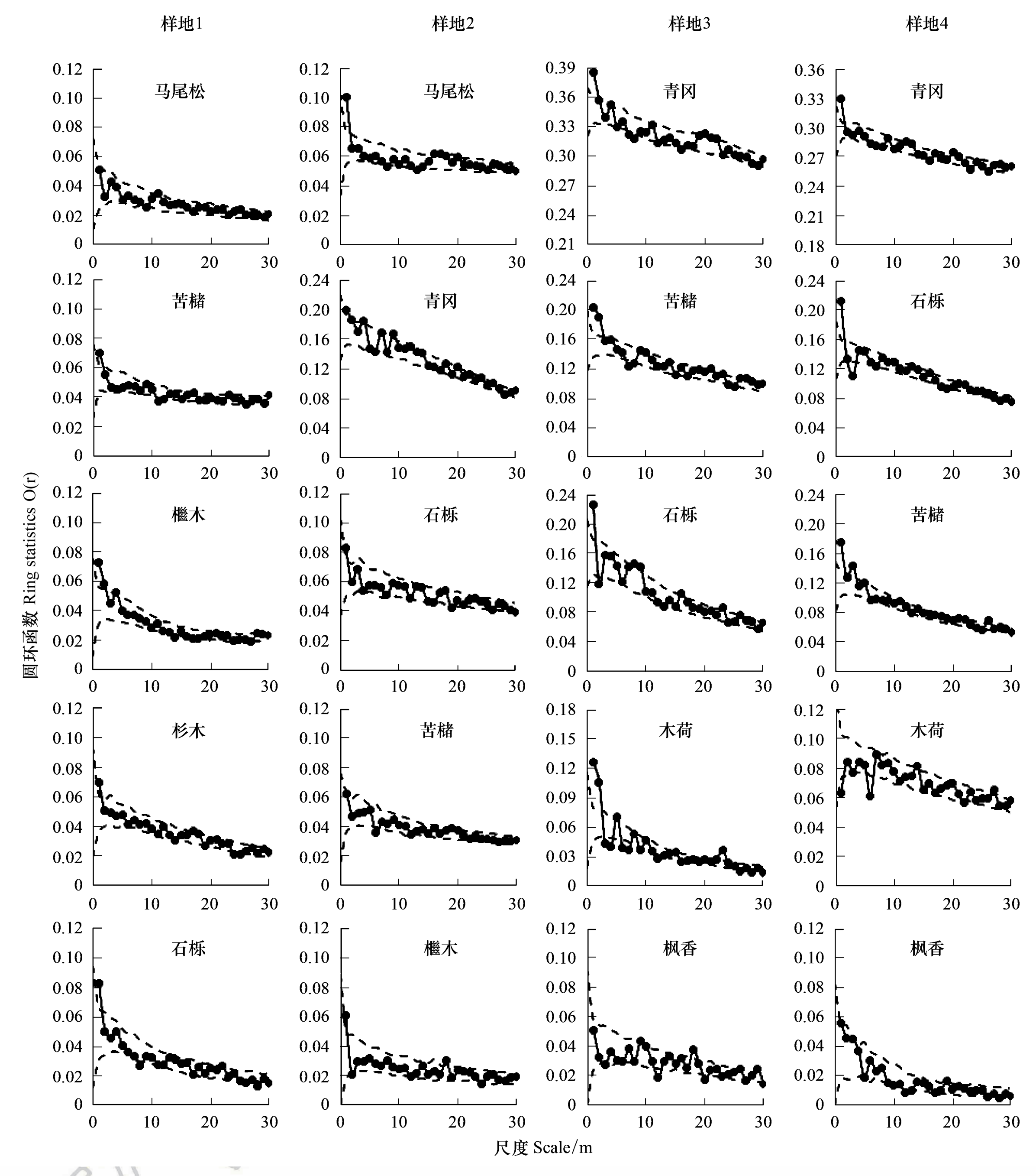


图 5 各样地主要树种异质泊松模型下的空间分布图

Fig.5 Spatial distribution pattern of the main tree species in different forest communities under Heterogeneous Poisson null model

负相关,16 m 以上呈正相关。石栎和苦槠,石栎和枫香,苦槠和木荷,木荷和枫香在所有尺度均呈负相关。石栎和木荷,苦槠和枫香基本无相关。

4 讨论

4.1 群落结构特征

在我国亚热带地区,松阔混交林和常绿阔叶林是具有代表性的天然次生林群落[13,14],而青冈、石栎是亚热带常绿阔叶林顶级群落的优势种[23]。样地 1 和样地 2 主要树种有建群初期的马尾松,演替前期的落叶阔叶树檵木、中期的苦槠以及后期的青冈、石栎等常绿阔叶树。其中,样地 1 马尾松的重要值占 20%,胸径 15cm

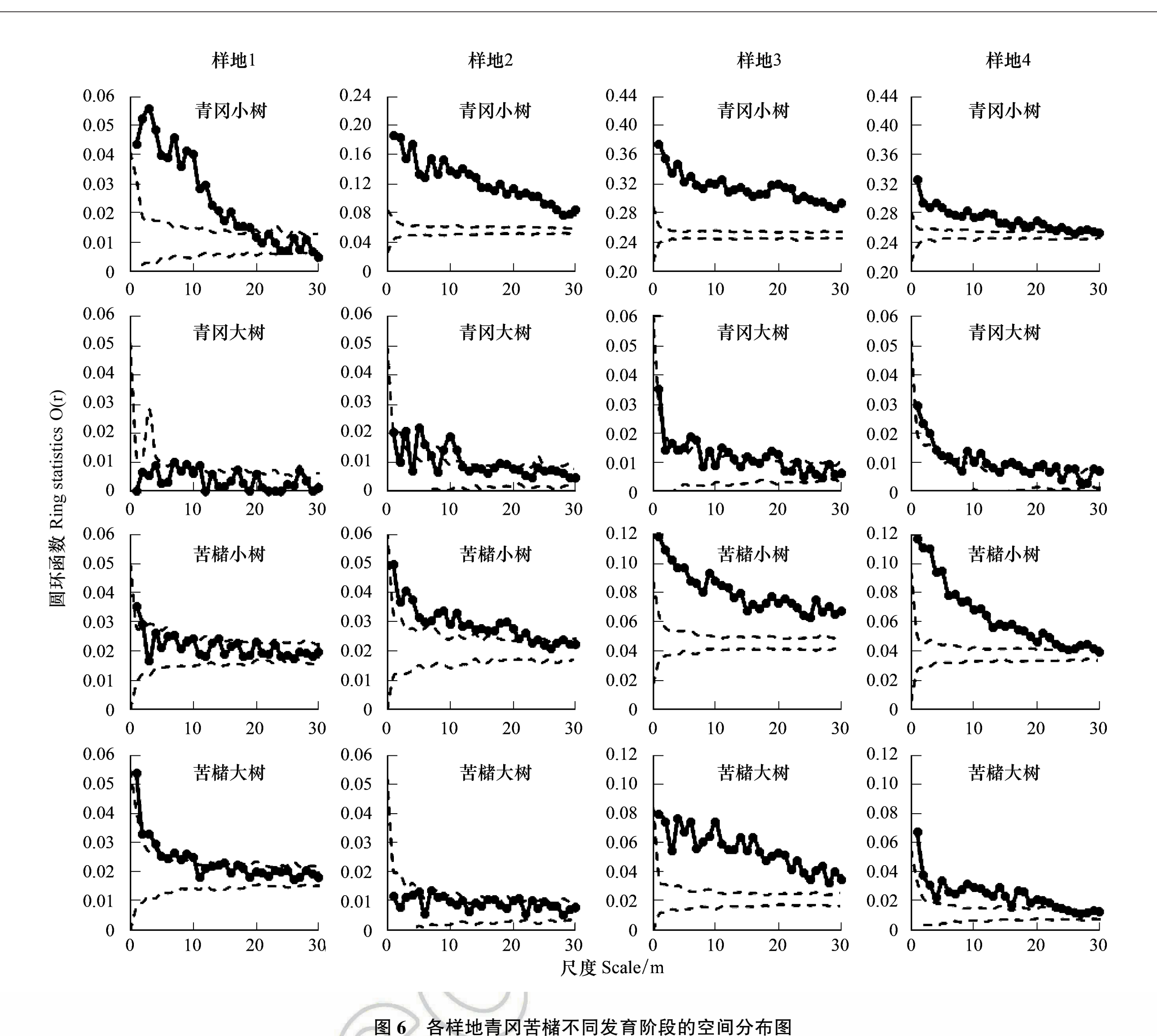


图 6　各样地青冈苦槠不同发育阶段的空间分布图

Fig.6　Spatial distribution pattern of different growth stages of *C.glauca* and *M.azedarach* in different forest communities

以上的个体较多但缺少更新层,说明马尾松在林分中属于衰退趋势。苦槠和石栎的重要值分别占 18% 和 5%,个体分布呈现为倒“J”型,落叶阔叶树种主要以檵木、白栎等为主,数量相对稀少也缺乏高大乔木。样地 2 马尾松的重要值为 33.44%,各径级的数量较为平均,说明马尾松在林分中的优势仍能维持较长的时间。同时,苦槠、青冈、石栎等常绿阔叶树种的重要值超过了 37%,落叶阔叶树种同样数量相对稀少也缺乏高大乔木。以上结果可以得出,样地 1 和样地 2 均为以常绿阔叶树为主的松阔混交林,但是从马尾松的数量和结构看,样地 1 的演替阶段略高于样地 2。

样地 3 和样地 4 的主要树种主要有演替前期的枫香和木荷、中期的苦槠以及后期的青冈、石栎等常绿阔叶树。样地 3 和样地 4 的物种组成非常相似,青冈、石栎、苦槠、和木荷等常绿阔叶树种的重要值和在 74%以上,其中青冈均超过了 40%。两样地的密度均在 4000 株/hm^{2}以上,各树种的径级分布为倒“J”型,5≤DBH≤10cm 的个体数最多,说明该两样地均为以青冈为主的常绿阔叶林,林分林龄较为年轻,具有较大的生长空间,种内或种间竞争较为激烈。

4.2　空间分布格局

在天然林里,林分整体空间分布格局在向顶级群落演替过程中,一般种群空间格局由聚集分布过渡为随机分布,长白山的次生林[24],温带阔叶红松林[25]以及亚热带常绿阔叶林[26]均呈现相同的趋势。同时,种群由小径级到大径级的发展过程中,分布格局一般也呈现聚集分布到随机分布的趋势,这种格局的变化源于群

落中特定机制的发生[27]。在演替过程中,生境异质性[4,5]、密度制约[3,28]、扩散限制[29,30]是影响种群格局发生变化的重要因子和调节种群结构的重要驱动机制。而群落的树种组成变化[31]、树种的密度变化和传播特性[32]等因素也会影响群落功能和种群分布。因此,影响群落的主要生态过程会因为演替阶段、林分类型以及尺度的变化而发生变化[33]。

表 3 树种的空间关联性

Table 3 Spatial associations of species

样地 Plot	物种 1 Specie1	物种 2 Specie2	尺度 Scale/m															
			0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30
1	马尾松	苦槠	–	–	–	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
1	马尾松	檵木	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	+	+	+	+	+
1	马尾松	杉木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1	马尾松	石栎	–	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
1	苦槠	檵木	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r	r	+	r	r
1	苦槠	杉木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r
1	苦槠	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1	檵木	杉木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r
1	檵木	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r
1	杉木	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	马尾松	青冈	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	马尾松	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	+	+	+
2	马尾松	苦槠	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r
2	马尾松	檵木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	青冈	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	青冈	苦槠	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	青冈	檵木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	石栎	苦槠	–	–	–	–	r	–	r	–	r	–	r	r	–	r	–	–
2	石栎	檵木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	苦槠	檵木	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r
3	青冈	苦槠	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	青冈	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	青冈	木荷	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	青冈	枫香	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	苦槠	石栎	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	苦槠	木荷	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r
3	苦槠	枫香	–	–	–	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
3	石栎	木荷	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	石栎	枫香	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
3	木荷	枫香	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
4	青冈	石栎	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
4	青冈	苦槠	–	–	–	–	r	r	r	r	+	+	+	+	+	+	+	+
4	青冈	木荷	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	青冈	枫香	–	–	–	–	–	–	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
4	石栎	苦槠	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	石栎	木荷	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
4	石栎	枫香	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	苦槠	木荷	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	苦槠	枫香	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r	r
4	木荷	枫香	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

“+”表示正相关,“r”表示不相关,“–”表示负相关

本研究中,以完全随机模型为零假设时,样地 1 林分整体的空间分布格局在小尺度呈聚集分布并随着尺度的增加表现为随机分布乃至均匀分布,其他样地在所有尺度为聚集分布,并随着尺度的增加聚集强度逐渐减弱。所有样地的主要树种与林分整体均表现出相似的空间分布格局。但是,在使用异质泊松过程作为零假设后,所有样地的主要树种与林分整体在大部分尺度范围内呈随机分布或均匀分布的格局,说明在松阔混交林和常绿阔叶林的群落格局形成中生境异质性起到了重要的作用。研究表明[34],种群的空间分布格局可能与样地地形的复杂性和不同树种的生境偏好性密切相关。其他研究[18,19]也显示甜槠、木荷等常绿阔叶树种有明显的生境偏好。另外,种群在小尺度呈强烈聚集还与种子的扩散限制[35]和自身生物学特性有关[36]。如青冈和苦槠等树种种子粒大而重,多落在母株周围,萌生枝多且集中,青冈[37,38]和苦槠[39]种群在小尺度基本上都是聚集分布格局。研究表明在亚热带常绿阔叶林群落格局形成中,小尺度上的聚集可能是种子扩散、种内或种间相互作用造成的,大尺度上的聚集可能是生境异质性造成的[18,19,40]。

树种早期种群分布格局受种子扩散限制以及生境的异质性的影响往往表现为聚集性分布格局, 而随着个体径级的增大会加剧种内竞争,密度制约因素作用下的自然稀疏效应使个体数量递减,减弱种群分布的聚集程度最终表现为随机或均匀分布[41]。这种密度制约的效应影响了松阔混交林(样地 1 和样地 2)建群种马尾松乃至林分整体的空间分布特征。在样地 2 中马尾松的数量相对较多径级较小,其分布格局在所有尺度为聚集分布,在样地 1 中马尾松数量较少但径级相对更大,其分布格局随着尺度的增加呈现随机分布。主要伴生树种青冈、苦槠和建群种马尾松一样,种群不同发育阶段个体的空间分布格局也表现出差异,小树在所有尺度以聚集分布为主,而大树则呈随机分布的趋势。该结果暗示在亚热带松阔混交林群落格局的形成中密度制约起了重要的作用。

同一物种在不同群落的分布格局的差异,更好地说明了不同群落形成和维持机制。在常绿阔叶林样地(样地 3 和样地 4)中青冈大树在 0—20 m 尺度仍然以聚集分布为主,而主要的伴生树种苦槠不同发育阶段个体在所有尺度均为聚集分布,密度制约机制表现的并不明显。其他研究[42]同样表明,在浙江省乌岩岭常绿阔叶次生林中甜槠、褐叶青冈等主要乔木树种幼树阶段存在密度制约效应,但在小树阶段以后受密度制约的影响较小。以上结果充分说明在松阔混交林和常绿阔叶林群落格局形成中除了扩散限制和生境异质性以外,密度制约机制在松阔混交林中发挥了重要作用,而在常绿阔叶林中对小树以上阶段个体影响较小。

4.3　种群空间关联性

从树木种群的空间关联性看,群落结构的不同会导致种群间的空间关联性出现较大的差异[12]。我们发现样地 1 和样地 2 的建群种马尾松和其他伴生种的种间关联性差异明显。样地 1 中建群种马尾松和杉木在所有尺度为负相关,说明在建群过程中马尾松和萌芽起源的杉木形成强烈的竞争。马尾松作为次生林的先锋树种入侵林地,其生存过程为其他树种的更新和生长创造条件,而马尾松自身却因为环境的改善而逐步退出林分[13,14]。这种演替机制导致马尾松和檵木、苦槠、石栎等不同演替阶段的树种均在小尺度表现为负相关,随着尺度的增加,由于样地 1 中马尾松以大树居多形成林分的主林层,与林下阔叶树种的种间竞争减小,为其他树种的更新和生长创造条件从而表现为不相关。相反,样地 2 中马尾松小径级个体相对较多,他们和其他树种形成了激烈的竞争,所以马尾松和其他树种在不同尺度基本形成了种间负关联。

树种间的关联性是对环境和空间资源利用相适应的结果,生境依赖性往往会决定种间关联性[43,44],从而体现树种间的生态位重叠或分离。样地 3 和样地 4 的建群种青冈结构非常相似,密度在 2500 株/hm^{2}以上,重要值达到 40%以上,均占据了较大的优势,和其他伴生树种在小尺度均表现了负相关。这种对环境和空间资源的竞争同时表现在伴生树种之间。本研究中,松阔混交林和常绿阔叶林的 4 个样地中,多数伴生种之间在大部分尺度表现为负相关。但是,种间关联性的差异除了群落结构、生境依赖性以外还受其他因素影响[45]。样地 3 和样地 4 的建群种青冈和其他树种在大尺度表现了截然不同的关联性,伴生树种如石栎和木荷样地 3 的所有尺度为负相关,在样地 4 的所有尺度则表现为不相关,充分说明了树种空间关联性的复杂性,需要在今后做进一步的研究。

5 结论

在亚热带地区次生林已经成为森林资源的主体。本研究的潜在应用意义在于通过典型天然次生林群落优势树种分布变动趋势的研究,给人工促进天然更新、树种配置、抚育采伐时植株的去留等森林经营措施提供科学依据,从而加速现有次生林的演替,缩短次生林恢复为地带性顶级群落的过程,提高森林生态系统的功能。

致谢:浙江大学刘金亮帮助物种鉴定和数据分析,特此致谢。

参考文献(References):

[1] Hui G Y, Li L, Zhao Z H, Dang P X. Comparison of methods in analysis of the tree spatial distribution pattern. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(11): 4717-4728.

[2] Hou J H, Mi X C, Liu C R, Ma K P. Spatial patterns and associations in a *Quercus-Betula* forest in northern China. Journal of Vegetation Science, 2004, 15(3): 407-414.

[3] Sterner R W, Ribic C A, Schatz G E. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. The Journal of Ecology, 1986, 74(3): 621-633.

[4] 祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠 桑卫国. 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. 生物多样性, 2011, 19(2): 252-259.

[5] He F L, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. Journal of Ecology, 2000, 88(4): 676-688.

[6] John R, Dalling J W, Harms K E, Yavitt J B, Stallard R F, Mirabello M, Hubbell S P, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster R B. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(3): 864-869.

[7] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349.

[8] 张健, 郝占庆, 宋波, 叶吉, 李步杭, 姚晓琳. 长白山阔叶红松林中红松与紫椴的空间分布格局及其关联性. 应用生态学报, 2007, 18(8): 1681-1687.

[9] 张俊艳, 成克武, 臧润国. 海南岛热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性. 生物多样性, 2014, 22(2): 129-140.

[10] 杨华, 李艳丽, 沈林, 亢新刚. 长白山云冷杉针阔混交林主要树种空间分布及其关联性. 生态学报, 2014, 34(16): 4698-4706.

[11] 沈志强, 华敏, 丹曲, 卢杰, 方江平. 藏东南川滇高山栎种群不同生长阶段的空间格局与关联性. 应用生态学报, 2016, 27(2): 387-394.

[12] 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 王丽艳, 项小英. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 2010, 30(9): 2311-2321.

[13] 沈琪, 张骏, 朱锦茹, 江波, 葛滢, 刘其霞, 常杰. 浙江省生态公益林植被恢复过程中物种组成及多样性的变化. 生态学报, 2005, 25(9): 2131-2138.

[14] 袁金凤, 胡仁勇, 慎佳泓, 张磊, 张晓宇, 于明坚. 4种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究. 植物研究, 2011, 31(1): 61-66.

[15] 蔡飞, 宋永昌. 武夷山木荷种群结构和动态的研究. 植物生态学报, 1997, 21(2): 138-148.

[16] 金则新, 朱小燕, 林恒琴. 浙江天台山甜槠种内与种间竞争研究. 生态学杂志, 2004, 23(2): 22-25.

[17] 徐学红, 于明坚, 胡正华, 李铭红, 张方钢. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态. 生态学报, 2005, 25(3): 645-653.

[18] 李立, 陈建华, 任海保, 米湘成, 于明坚, 杨波. 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析. 植物生态学报, 2010, 34(3): 241-252.

[19] 仲磊, 张扬家豪, 卢品, 顾雪萍, 雷祖培, 蔡延奔, 郑方东, 孙文方, 于明坚. 次生常绿阔叶林的群落结构与物种组成: 基于浙江乌岩岭 9 ha 森林动态样地. 生物多样性, 2015, 23(5): 619-629.

[20] 金则新, 蔡辉华. 浙江天台山常绿阔叶林不同演替阶段优势种群动态. 浙江林学院学报, 2005, 22(3): 272-276.

[21] 吴初平, 张骏, 沈爱华, 朱锦茹, 袁位高, 江波. 千岛湖次生林不同演替阶段林分空间结构研究. 植物研究, 2015, 35(1): 16-21.

[22] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.

[23] 金则新, 熊能. 千岛湖次生林优势种幼苗光合特性及其对群落演替的指示意义. 浙江大学学报: 理学版, 2011, 38(5): 570-578.

[24] 龚直文, 顾丽, 亢新刚, 杨华, 赵浩彦. 长白山森林次生演替过程中林木空间格局研究. 北京林业大学学报, 2010, 32(2): 92-99.

[25] 李俊清. 阔叶红松林中红松的分布格局及其动态. 东北林业大学学报, 1986, 14(1): 33-38.

[26] 张家诚, 陈力, 郭泉水, 聂道平, 白秀兰, 蒋有绪. 演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究. 植物生态学报, 1999, 23(3): 256-268.

[27] Gavrikov V, Stoyan D. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies. Environmental and Ecological Statistics, 1995, 2(4): 331-344.

[28] Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. The American Naturalist, 1992, 140(2): 261-286.

[29] Shen G C, Yu M J, Hu X S, Mi X C, Ren H B, Sun I F, Ma K P. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. Ecology, 2009, 90(11): 3033-3041.

[30] Lin Y C, Chang L W, Yang K C, Wang H H, Sun I F. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. Oecologia, 2011, 165(1): 175-184.

[31] Norden N, Chazdon R L, Chao A, Jiang Y H, Vílchez-Alvarado B. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. Ecology Letters, 2009, 12(5): 385-394.

[32] Hubbell S P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science, 1979, 203(4387): 1299-1309.

[33] 闫琰, 张春雨, 赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局. 植物生态学报, 2002, 36(9): 923-934.

[34] Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He F L. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 807-820.

[35] Condit R, Ashton P S, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell S P, Foster R B, Itoh A, LaFrankie J V, Lee H S, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 2000, 288(5470): 1414-1418.

[36] 韩有志, 王政权. 森林更新与空间异质性. 应用生态学报, 2002, 13(5): 615-619.

[37] 胡小兵, 于明坚. 青冈常绿阔叶林中青冈种群结构与分布格局. 浙江大学学报: 理学版, 2003, 30(5): 574-579.

[38] 汤孟平, 周国模, 施拥军, 陈永刚, 吴亚琪, 赵明水. 天目山常绿阔叶林优势种群及其空间分布格局. 植物生态学报, 2006, 30(5): 743-752.

[39] 岳华峰, 井振华, 邵文豪, 姜景民, 夏莘, 黄琳. 浙江天目山苦槠种群结构和动态研究. 植物研究, 2012, 32(4): 473-480.

[40] 饶米德, 冯刚, 张金龙, 米湘成, 陈建华. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响. 科学通报, 2013, 58(13): 1204-1212.

[41] Wright J S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. Oecologia, 2002, 130(1): 1-14.

[42] 仲磊. 乌岩岭次生常绿阔叶林优势植物空间格局及群落 beta 多样性研究[D]. 金华: 浙江师范大学, 2015.

[43] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. Journal of Ecology, 2001, 89(6): 947-959.

[44] Allouche O, Kalyuzhny M, Moreno-Rueda G, Pizarro M, Kadmon R. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(43): 17495-17500.

[45] Murphy S J, McCarthy B C. Evidence for topographic control of tree spatial patterning in an old-growth, mixed mesophytic forest in southeastern Ohio, USA. The Journal of the Torrey Botanical Society, 2012, 139(2): 181-193.